Dugesiana 17(2): 221-228
Fecha de publicación: 30 de diciembre de 2010

Estructura trófica de la comunidad de artrópodos asociados a *Muhlenbergia robusta* (Poaceae) en dos temporadas contrastantes

Trophic Structure of arthropod community within *Muhlenbergia robusta* (Poaceae) in two contrasting seasons

Miguel Ángel Blanco-Becerril, Víctor López-Gómez* y Zenón Cano-Santana
Departamento de Ecología y Recursos Naturales, Facultad de Ciencias, Universidad Nacional Autónoma de México. Circuito Exterior s/n, Ciudad Universitaria. Delegación Coyoacán. 04510, México, D.F.
*abies226@yahoo.com.mx

RESUMEN

El zacatón *Muhlenbergia robusta* (E. Fourn.) Hitchc. (Poaceae) es una planta muy abundante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (REPSA). Se sabe que esta planta alberga a una gran diversidad de artrópodos; sin embargo, no se conoce la estructura trófica de esta comunidad. Los objetivos de este estudio fueron (1) comparar la red trófica, la longitud de la cadena trófica y la conectancia de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* entre las temporadas de lluvias y de secas, (2) describir la abundancia relativa de los gremios de los artrópodos asociados a este zacatón en dos temporadas contrastantes y, (3) comparar la riqueza, la diversidad y la abundancia de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* entre temporadas. Para ello, se colectaron 34 zacatones en la REPSA a lo largo del 2007. Los organismos extraídos de los zacatones fueron colocados en terrarios y se observaron las interacciones tróficas entre las especies de enero a diciembre de 2007 durante de 18 h a la semana. Posteriormente, se construyeron las redes tróficas correspondientes a las épocas de sequía y de lluvias, además se determinó la abundancia de cada gremio de artrópodos. En la época de sequía se observaron los valores más altos del número de interacciones observadas (17), de la longitud de la cadena trófica promedio (2) y la riqueza de morfoespecies (17), en comparación con la red dela época de lluvias (10, 1.5 y 13, respectivamente). En la época de sequía se encontró una mayor proporción de detritívoros (44%) y carroñeros (45%), mientras que en la época de lluvias se encontró una mayor abundancia relativa de carnívoros (73%). Los promedios del número de especies por planta (14.9), el número de individuos por planta (51.7) y el índice de diversidad de artrópodos asociados a *M. robusta* (2.1) fueron mayores en la temporada de lluvias que en la época de secas (6.6, 15.3 y 1.46, respectivamente). Se concluye que en la época de sequía la red trófica de *M. robusta* tiene una mayor dinámica trófica, mientras que la comunidad de artrópodos de la época de lluvias es más diversa. Además se concluye que este sistema es complejo y adecuado para estudios sobre estructura trófica.
Palabras clave: artrópodos, zacatón, estructura trófica, longitud de la cadena trófica, conectancia, red trófica, estacionalidad.

ABSTRACT

Muhlenbergia robusta (E. Fourn.) Hitchc. (Poaceae) is very abundant in the Pedregal de San Ángel Ecological Reserve (REPSA by its Spanish abbreviators). This plant host a high diversity of arthropods, nevertheless it is unknown its trophic structure. The goals of this study were (1) to compare the food web, the food chain length and the connectance between wet and dry seasons, (2) to describe the relative abundance of arthropods guilds between seasons, and (3) to compare richness, abundance and diversity of arthropods between these seasons. To know these, 34 individual grasses were collected in the REPSA during 2007. The arthropods collected were put in a terrarium and their trophic interactions were recorded since January until December of 2007 for 18 h per week. Food webs were made for dry and wet seasons and relative abundance of the guilds were determined. The number of links (17), the mean food chain length (2) and richness (17) were higher in dry season than wet season (10, 1.5 y 13, respectively). Proportional abundance of detritivores (44%) and carrion-feeders (45%) were higher in dry season, whereas carnivorous (73%) showed the highest proportional abundance in wet season. The means of richness (14.9), abundance (51.7) and index diversity (2.1) of arthropods per plant were higher in wet season than dry season (6.6, 15.3 y 1.46, respectively). It was concluded that food web of arthropods within *M. robusta* have a higher trophic dynamic in dry season, whereas in wet season, the arthropod community was more diversity. Besides it was concluded that *M. robusta* food web is a complex system and an appropriate system for studies about trophic structure.
Key words: arthropods, grass, trophic structure, food chain length, connectance, food web, seasonal conditions.

INTRODUCCIÓN

La estructura trófica describe la forma en la que se organizan las especies al interior de las comunidades con base en el alimento que consumen (Valverde *et al.*, 2005). Entre los parámetros más usados para describir la estructura trófica de una comunidad, se encuentran los niveles tróficos, la cadena trófica (esquema lineal que muestra el paso de materia y energía de una especie a otra dentro de un ecosistema), la longitud de la cadena trófica (el número de transferencias de materia y energía de las especies base a las especies superiores de la cadena trófica), la red trófica (diagrama de las complejas interacciones alimentarias que ocurren entre los organismos de un ecosistema) y la conectancia (el número de interacciones presentes en la red trófica, dividido entre el número total de interacciones tróficas posibles) (Warren, 1994; Post, 2002; Valverde *et al.*, 2005).

Las comunidades de artrópodos terrestres son consideradas como sistemas complejos porque presentan un gran número de interacciones en un área muy pequeña (Chen y Wise, 1999). Los artrópodos son importantes en los sistemas naturales porque realizan funciones relevantes como herbívoros o depredadores, asimismo, son una fuente crucial de alimento para otros organismos (Price, 1975). En las redes tróficas de artrópodos terrestres, se ha registrado que la mayoría de los depredadores son generalistas que no restringen su dieta a especies herbívoras, sino que se alimentan de otros depredadores, incluso algunos de su misma especie (Sabelis, 1992). Asimismo, se presenta frecuentemente la omnivoría trófica, definido como el hábito de alimentarse de organismos de dos o más niveles tróficos (Polis y Strong, 1996). Se ha propuesto que este hábito es una estrategia de los organismos para satisfacer sus demandas alimentarias de nitrógeno de manera más efectiva (Fagan *et al.*, 2002).

Un hábito alimentario muy común entre los artrópodos depredadores es el canibalismo, cuya frecuencia es afectada por las condiciones locales, y puede llegar a ser un mecanismo de control poblacional efectivo, ya que disminuye el número de competidores intraespecíficos cuando el alimento se vuelve escaso (Smith, 1990). Asimismo, es frecuente encontrar este hábito en los depredadores tope (carnívoros que no tienen un depredador) (Fox, 1975).

Existen diferentes métodos para registrar las interacciones tróficas entre las especies de una comunidad de artrópodos, entre los más usados están las observaciones directas en el campo y el análisis del contenido estomacal de los organismos; sin embargo, tienen el inconveniente de que algunos animales son demasiado pequeños para ser observados directamente, mientras que otros digieren sus alimentos o los mastican de modo que es imposible determinar de qué se alimentaron los organismos (Krebs, 1985). También existen los ensayos en laboratorio (Pereira *et al.*, 2004; Finke y Denno, 2006), y el uso de la literatura, los cuales no incluyen la influencia de todas las particularidades del hábitat, así como de las peculiaridades de las escalas temporales y espaciales de las interacciones (Warren, 1994). Actualmente, son muy escasos los estudios que colocan de manera simultánea a varias especies en un terrario para describir la red trófica de los artrópodos terrestres asociados a una planta (e.g. Walter, 1987).

El zacatón *Muhlenbergia robusta* (Fourn.) Hitchc. (Poaceae) es un pasto perenne muy abundante en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (referida, en lo sucesivo, como Reserva o REPSA). Este zacatón es la segunda especie vegetal más importante respecto a su aporte a la productividad primaria neta aérea en esta Reserva (Cano-Santana, 1994) y, además, alberga una gran riqueza de especies de artrópodos (154 morfoespecies; López-Gómez *et al.*, 2009). Se ha encontrado que el tamaño de la planta y la sombra afectan a la riqueza de especies de la comunidad de artrópodos asociados a la misma (López-Gómez y Cano-Santana, 2010). Sin embargo, se desconoce la estructura trófica que se presenta en este pasto. Por tanto, los objetivos de este estudio son (1) comparar la estructura trófica (la red trófica, la longitud de la cadena trófica y la conectancia) de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* en temporada de lluvias y de secas, (2) describir la abundancia relativa de los gremios de los artrópodos asociados a este zacatón en dos temporadas contrastantes y, (3) comparar la riqueza, la diversidad y la abundancia de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* entre temporadas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio de estudio. La Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel (19° 18’ 31” - 19° 19’ 17” N, 99° 10’ 20” - 99° 11’ 52” W, 2250 m s.n.m.) está asentada en un derrame de lava producida por la erupción del volcán Xitle que ocurrió hace aproximadamente 1670 ± 35 años (Siebe, 2000). Se localiza en el campus principal de la Universidad Nacional Autónoma de México, al suroeste de la Ciudad de México. Esta Reserva tiene una extensión de 237.3 ha y presenta una vegetación del tipo matorral xerófilo (Rzedowski, 1981), el clima es templado subhúmedo con lluvias en verano con una temperatura media anual de 15.7°C y una precipitación promedio anual de 838.2 mm (Gómez-Mendoza *et al.*, 2004). Este sitio presenta una marcada estacionalidad en las condiciones climáticas y en la fenología de la vegetación. La temporada seca se presenta de noviembre a mayo y muestra un escaso desarrollo de la vegetación, en contraste con la temporada lluviosa (de junio a octubre), que presenta una vegetación abundante (Cano-Santana, 1994; César-García, 2002).

Sistema de estudio. Muhlenbergia robusta es un pasto perenne de 1 a 2 m de altura que crece en forma de macollo. Se encuentra distribuida en pastizales, matorrales y bosques de pino o encino, ubicados entre los 2,250 y 3,200 m s.n.m., y se distribuye desde los estados de Nayarit y San Luís Potosí hasta Guatemala (Rzedowski y Rzedowski, 2001). Su etapa de floración en la REPSA ocurre de junio a agosto, y la de fructificación de septiembre a junio (César-García, 2002). Registra el mayor contenido de peso seco de tejido joven entre octubre y noviembre (74.5 ± e.e. 18.7 g/m^2) y los valores más bajos entre abril y mayo (18.2 ± 6.0 g/m^2) (Cano-Santana, 1994).

Métodos. Se colectaron 34 zacatones en las zonas núcleo de la REPSA durante 2007, para colectar cada planta se localizó un punto al azar y se seleccionó al zacatón más cercano con un perímetro basal mayor a 1 m. Los zacatones seleccionados fueron envueltos en su totalidad con bolsas de plástico y se les cortó por su base a ras del suelo. Además se colectó el detrito adjunto, y durante 1 min posterior al corte, se colectaron los organismos que quedaron en la base del zacatón. La planta colectada fue trasladada de inmediato al laboratorio para extraer la fauna lo antes posible y evitar la muerte de los organismos. La extracción de los organismos fue de manera manual y sobre una charola de disección. Solamente se capturaron los artrópodos que se observaban a simple vista con una longitud corporal ≥ 3 mm. Todos los artrópodos extraídos de la planta, se colocaron en viales de 10 ml con tapas que les permitió la entrada de aire, posteriormente, cada organismo fue identificado a morfoespecie con base en los especímenes

de colectas previas de 2003 y 2004, llevadas a cabo por V. López-Gómez.

Los artrópodos extraídos fueron colocados en un terrario de 23 × 12 × 14 cm cubierto con tela de muselina para que se mantuviera ventilado, a los artrópodos se les suministró agua con un trozo de algodón hidratado, además se colocaron pequeñas porciones de detrito, hojas frescas, hojas secas y espigas de *M. robusta* para observar si los organismos los consumían.

Con la finalidad de registrar las interacciones tróficas entre los organismos, el terrario fue revisado durante 18 h a la semana de enero a diciembre de 2007 (acumulando 936 h totales de revisión). Se consideró como una interacción trófica si los organismos: (1) consumieron el detrito, (2) si mordieron o puncionaron al tejido vegetal de *M. robusta*, o (3) si mantuvieron a alguna presa en sus piezas bucales. En el terrario se procuró mantener un mínimo de 30 especímenes, por tanto el número de plantas que se colectaron durante todo el 2007 (34 zacatones) dependió del número de artrópodos presentes en el terrario.

Con los registros de las interacciones tróficas se construyeron dos redes tróficas, una para la estación de secas (de enero a mayo y de noviembre a diciembre) y otra para la estación de lluvias (de junio a octubre). Cuando alguna especie de depredador se alimentaba de especies que pertenecían a diferentes niveles tróficos, en la asignación de su nivel trófico sólo se consideró a la presa con el nivel trófico más alto.

Se determinó el hábito alimentario de las todas las morfoespecies con base en las observaciones directas y la literatura. La clasificación taxonómica de los artrópodos se basó en Kaston (1978) y Borror *et al.* (1989).

Para cada zacatón se registró la riqueza de especies y la abundancia de artrópodos, y se calculó el índice de diversidad de Shannon (*H'*). Asimismo, para cada red trófica se calculó la longitud máxima, mínima y promedio de las cadenas tróficas, así como su conectancia (*C*). Ésta última fue calculada con la fórmula $C = 2L/S^2$, donde *L* es el número de interacciones observadas y *S* el número de especies (Warren, 1994).

Para comparar las medias del número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de Shannon-Wiener (*H'*) entre estaciones, se realizó la prueba no paramétrica de Mann–Whitney (Zar, 2010) para cada caso.

RESULTADOS

De los 34 zacatones se registraron 113 morfoespecies y 784 especímenes de artrópodos. Se pudieron analizar los hábitos alimentarios de 19 especies de artrópodos: un Scorpiones, seis Araneae, un Chilopoda, cuatro Coleoptera, un Hemiptera, dos Homoptera, un Lepidoptera, un Acari, un Blattaria y un Mantodea.

El número de interacciones observadas, la longitud de la cadena trófica promedio y la riqueza de la red trófica fueron notablemente mayores en la temporada de sequía que en la temporada de lluvias, mientras que en ambas temporadas se observaron valores de conectancia muy similares (Cuadro 1; Figuras 1 y 2).

Independientemente de la estación, el zacatón presentó cinco niveles tróficos, el depredador tope fue el escorpión *Vaejovis mexicanus* CL Koch (Scorpiones: Vaejovidae) y las arañas dominaron como consumidores secundarios y terciarios (Figuras 1 y 2).

Se registró que las arañas Salticidae 1 y el Thomisidae 1, así como el escorpión *V. mexicanus* presentaron hábitos de omnivoría en la época de sequía, y que este último también lo presenta en la época de lluvias, así como el hábito del canibalismo. Las interacciones registradas ocurrieron sólo una vez, con excepción de la depredación del Thomisidae 1 (Araneae) sobre *Blatta* sp. (Blattodea), la cual se observó en las dos temporadas (Figuras 1 y 2). Las fuentes de energía en la época de sequía fueron las hojas jóvenes de *M. robusta*, el detrito y los cadáveres; en contraste con la época de lluvias que sólo fueron estos dos últimos.

De los artrópodos a los que se les determinó su gremio a partir de observaciones directas y de la literatura (354 individuos), los gremios más importantes por su abundancia relativa en orden de importancia fueron los carroñeros (39%), los detritívoros (37%), los carnívoros (18%) y los fitófagos (6%). En la temporada de sequía los principales gremios por su abundancia fueron los detritívoros y después los carroñeros, y en la temporada de lluvias el gremio de los carnívoros fue el dominante (Figura 3).

Las medias del número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de la comunidad de artrópodos fueron significativamente mayores en la temporada de lluvias que en la temporada de sequía (Cuadro 2).

DISCUSIÓN

Considerando ambas estaciones, la red de artrópodos asociados a *M. robusta* es un sistema complejo que presenta cinco niveles tróficos, un depredador tope y una longitud máxima de la cadena trófica de tres. La red trófica general de este sistema registró una conectancia de 0.107 y una longitud máxima de la cadena trófica de 3, una mínima de 1 y una longitud promedio de 2.3 (Fig. 4; López-Gómez *et al.*, 2009). Con base en la literatura podemos observar que el número de niveles tróficos de la red general (cinco) fue mayor de lo usual (tres o cuatro) y la longitud de la cadena trófica registrada está dentro de los valores que se han reportado con mayor frecuencia en redes con depredador tope (dos o tres; Pimm *et al.*, 1991). Probablemente la red trófica general y las redes de ambas estaciones, muestran un alto número de niveles tróficos porque el sistema presenta una alta disponibilidad de presas para los depredadores, ya que considerando ambas estaciones, el 81% de los individuos fueron herbívoros, carroñeros y detritívoros. Además, se ha registrado que la disponibilidad de energía está directamente relacionada con el número de niveles tróficos del sistema (Pimm, 1982; Kaunzinger y Morin, 1998; Post *et al.*, 2000). La red trófica general registró una baja conectancia (0.112) y una alta riqueza específica (26), al parecer nuestros resultados apoyan a la relación inversa entre la conectancia y la riqueza de especies con una baja conectancia asociada a una alta riqueza específica. Este patrón

lo describen Schoenly *et al.* (1991) al revisar 95 redes tróficas de artrópodos que muestran un intervalo de conectancia que va de 0.09 a 0.67 con 25 y tres especies, respectivamente. Lo cual está asociado con la relación directa entre el número de especies y la cantidad de interacciones tróficas (Warren, 1994).

Los altos valores del número de interacciones observadas, la longitud de la cadena trófica promedio y la riqueza de la red trófica en la temporada de sequía, muestran un sistema con una mayor actividad trófica que en la época de lluvias. Probablemente porque bajo las condiciones adversas de la época de sequía en la Reserva (i.e., baja precipitación, temperatura y cantidad de tejido vegetal fresco; Cano-Santana, 2004; César-García, 2002) *M. robusta* puede ser un buen refugio ya que representa uno de los hábitats con mejores condiciones para los artrópodos en la REPSA, con una mayor humedad en comparación con el exterior (López-Gómez *et al.*, 2009) y con la presencia de tejido vegetal fresco (Cano-Santana, 1994), lo cual aumenta la probabilidad de coexistencia de los artrópodos en esta planta y por tanto fomenta una mayor interacción trófica entre ellos.

La preferencia de los artrópodos por alimentarse de los tejidos frescos de este zacatón en la época de sequía, puede ser debido a que en esta época *M. robusta* es una de las pocas plantas con tejido vegetal fresco disponible para los fitófagos en la REPSA (César-García, 2002); en contraste, en la época de lluvias muestran una baja preferencia por esta planta debido a que hay una mayor cantidad y variedad de plantas para alimentarse (César-García, 2002).

Las principales fuentes de energía que aporta *M. robusta* fueron las hojas jóvenes, el detrito y los cadáveres de algunos organismos, lo cual muestra que intervienen cadenas biófagas y saprófagas en la red trófica de este sistema. Además, el alto porcentaje de abundancia de detritívoros y carroñeros (76%) sugiere que la principal fuente de energía proviene de la materia orgánica muerta. Asimismo, fueron pocas las morfoespecies de artrópodos que se alimentaron de esta planta [Larva 1 (Lepidoptera) y Homoptera 2]. Esta tendencia corrobora la aseveración de que los consumidores primarios de la cadena biófaga consumen generalmente muy poco de la producción primaria neta del sistema (Cyr y Pace, 1993).

La mayor cantidad de detritívoros y carroñeros se registró en la época de sequía, probablemente porque en esta época se presenta una mayor cantidad de tejido vegetal senescente que representa una mayor disponibilidad de alimento para estos organismos desintegradores en la REPSA (César-García, 2002), que les permite incrementar el tamaño de sus poblaciones

La alta abundancia relativa de los carnívoros que se registró en la temporada de lluvias probablemente se deba a que en esta época se presenta una mayor disponibilidad de alimento para los organismos de los niveles tróficos inferiores (i.e., mayor tejido vegetal fresco para los herbívoros y condiciones que favorecen la descomposición de la materia orgánica para los saprófagos) y, por tanto, una mayor cantidad de presas que permite incrementar el número de los depredadores. Además, se sabe que el nivel de precipitación modifica directamente la abundancia y las actividades de forrajeo de los fitófagos y detritívoros, y como consecuencia, se incrementa la presencia y actividad de los depredadores, lo cual está relacionado con el tamaño de las poblaciones (Hayward *et al.*, 2004; Shultz *et al.*, 2006).

Se sugiere que el canibalismo del escorpión *V. mexicanus* puede estar relacionado a un estrés por encierro o por la presencia de individuos vulnerables, porque el escorpión depredado tenía un tamaño notablemente menor. Además, se sabe que el canibalismo es común en escorpiones y en ocasiones está relacionado al ritual de cortejo (Peretti y Acosta, 1999).

En nuestros registros solamente se hallaron tres morfoespecies omnívoras (Salticidae 1, Thomisidae 1 y *V. mexicanus*), lo cual contradice a los registros previos que señalan que la omnivoría es un hábito muy común en las redes alimentarias de artrópodos terrestres (Denno y Fagan, 2003). Ésto puede ser debido a la baja proporción de las especies en las que se registraron interacciones alimentarias, ya que sólo se pudieron documentar los hábitos de 19 de las 116 especies encontradas. Probablemente no se registraron muchas de las interacciones tróficas en nuestro diseño porque (1) el tamaño de la presa no era el adecuado para los depredadores, (2) hay una alta sensibilidad de algunos organismos a la manipulación, y (3) la competencia interespecífica en el terrario limitó las actividades de forrajeo de algunos artrópodos.

El método utilizado para registrar las interacciones tróficas en una comunidad de artrópodos asociados a una planta fue adecuado, porque permite observar con claridad las interacciones alimentarias entre los artrópodos asociados a *M. robusta*, ya que aumenta la probabilidad de encuentro entre los organismos y, además, permite observar las interacciones tróficas que se presentan en la naturaleza cuando todas las especies coexisten en un mismo espacio; en comparación con los ensayos tróficos, donde sólo se determinan la interacción trófica entre dos o pocas especies del ecosistema (e.g. Finke y Denno, 2006). Sin embargo, este método puede tener las limitaciones de (1) carecer de las particularidades microclimáticas de *M. robusta*, así como de su heterogeneidad espacial, (2) no se consideraron a los microartrópodos (ácaros y colémbolos) que pueden tener interacciones tróficas importantes con algunos consumidores secundarios, y (3) el contrastante tamaño de muestreo entre temporadas (7 zacatones en lluvias y 27 zacatones en sequía) porque las colectas de las plantas dependía del número de individuos en el terrario. Se corroboró, tal como lo discuten Blüthgen *et al.* (2003), que construir las redes tróficas de un sistema mediante observaciones directas consumen mucho tiempo, y que la posibilidad de conocer una tasa representativa de consumo de cualquiera de las especies estudiadas es restringida.

La alta riqueza, abundancia y diversidad que se registró en la época de lluvias coinciden con los resultados de López-Gómez *et al.* (2009), quienes señalan que en esta temporada se presenta una mayor cantidad de alimento para el establecimiento de una gran variedad de especies con requerimientos contrastantes. Además, esta alta disponibilidad de comida permite el incremento de los tamaños de las

diferentes poblaciones.

CONCLUSIONES

La red trófica de artrópodos en *M. robusta* en la época de sequía tiene una mayor dinámica trófica en cuanto al número de interacciones observadas, la longitud de la cadena trófica promedio y la riqueza de morfoespecies, en comparación con la red de la época de lluvias.

En la época de sequía se encontró una mayor proporción de detritívoros y carroñeros, mientras que en la época de lluvias se encontró una mayor abundancia relativa de carnívoros.

El número de especies por planta, el número de individuos por planta y el índice de diversidad de la comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* fue mayor en la temporada de lluvias que en la época de secas.

La comunidad de artrópodos asociados a *M. robusta* es un sistema complejo y adecuado para el estudio de la estructura trófica de los sistemas naturales.

AGRADECIMIENTOS

Este artículo está dedicado a nuestro maestro, el Dr. Santiago Zaragoza, cuyo ejemplo nos ha acompañado en nuestra formación profesional dentro del apasionante campo de la entomología. También constituye un homenaje al estudiante MABB, quien llevó a cabo los estudios aquí presentados, pero falleció antes de presentar su examen de grado. Agradecemos a Marco A. Romero Romero su apoyo técnico y al Dr. José Luis Navarrete Heredia su amable invitación para escribir en este número de homenaje al Dr. Zaragoza. Asimismo agradecemos a los revisores anónimos de este escrito por sus acertados comentarios.

LITERATURA CITADA

Blüthgen, N., G. Gebauer y K. Fiedler. 2003. Disentangling a rainforest food web using stable isotopes: dietary diversity in a species-rich ant community. *Oecologia,* 137**:** 426-435.

Borror, D. J., C. A. Triplehorn y N. F. Johnson. 1989. *An introduction to the study of insects.* Harcourt Brace College Publishers, Forth Worth.

Cano-Santana, Z. 1994. Flujo de energía a través de *Sphenarium purpuracens* (Orthoptera: Acrididae) y productividad primaria neta aérea en una comunidad xerófila. Tesis doctoral, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

César-García, S. B. 2002. Análisis de algunos factores que afectan la fenología reproductiva de la comunidad vegetal de la Reserva del Pedregal de San Ángel. Tesis profesional, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Cyr, H. y M. L. Pace. 1993. Magnitude and patterns of hebivory in aquatic and terrestrial ecosystems. *Nature,* 361**:** 148-150.

Chen, B. y D. H. Wise. 1999. Bottom-up limitation of predaceous arthropods in a detritus-based terrestrial food web. *Ecology,* 80**:** 761-772.

Denno, R. F. y W. F. Fagan. 2003. Might nitrogen limitation promote omnivory among carnivorous arthropods? *Ecology,* 84**:** 2522-2531.

Fagan, W. F., E. Siemann, C. Mitter, R. F. Denno, A. F. Huberty, H. A. Woods y J. J. Elser. 2002. Nitrogen in insects: Implications for trophic complexity and species diversification. *The American Naturalist,* 160**:** 784-802.

Finke, D. L. y R. F. Denno. 2006. Spatial refuge from intraguild predation: implications for prey suppression and trophic cascades. *Oecologia,* 149**:** 265-275.

Fox, L. R. 1975. Cannibalism in natural populations. *Annual Review of Ecology and Systematics,* 6**:** 87-106.

Gómez-Mendoza, L., J. B. Sánchez Huerta y F. Hernández Hernández. 2004. *Boletín Metereológico, Promedios Mensuales 1963-2003.* Facultad de Filosofía y Letras, Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Hayward, S. A. L., M. R. Worland, P. Convey y J. S. Bale. 2004. Habitat moisture availability and the local distribution of the Antarctic Collembola *Cryptopygus antarcticus* and *Friesea grisea*. *Soil Biology & Biochemistry* 36**:** 927-934.

Kaston, B. 1978. *How to know the spiders.* Wm. C. Brown Company Publishers, Dubuque, Iowa.

Kaunzinger, C. M. K. y P. J. Morin. 1998. Productivity controls food-chain properties in microbial communities. *Nature,* 395**:** 495–497.

Krebs, C. J. 1985. *Ecología: Estudio de la distribución y la abundancia.* Harla, México.

López-Gómez, V. y Z. Cano-Santana. 2010. Best host-plant attribute for species-area relationship, and effects of shade, conspecific distance and plant phenophase in an arthropod community within the grass *Muhlenbergia robusta*. *Entomological Science,* 13**:** 174-182.

López-Gómez, V., L. Y. Jiménez-Cedillo, M. Á. Blanco-Becerril y Z. Cano-Santana. 2009. Ecología de la comunidad de artrópodos asociada a *Muhlenbergia robusta* (Poaceae). (pp. 441-451). En: Lot, A. y Cano-Santana, Z. (Eds.) *Biodiversidad del ecosistema del Pedregal de San Ángel.* Universidad Nacional Autónoma de México, México.

Pereira, W., A. Elpino-Campos y K. Del-Claro. 2004. Behavioral repertory of the neotropical harvestman *Ilhaia cuspidata* (Opiliones, Gonyleptidae). *The Journal of Arachnology,* 32**:** 22-30.

Peretti, A. y L. Acosta. 1999 Sexual cannibalism in scorpions: fact or fiction? *Biological Journal of the Linnean Society,* 68**:** 485-496.

Pimm, S. L. 1982. *Food webs.* Chapman & Hall, Londres.

Pimm, S. L., J. H. Lawton y J. E. Cohen. 1991. Food web patterns and their consequences. *Nature,* 350**:** 669-674.

Polis, G. A. y D. R. Strong. 1996. Food web complexity and community dynamics. *The American Naturalist,* 147**:** 813-846.

Post, D. M. 2002. The long and short of food-chain length. *Trends in Ecology and Evolution,* 17**:** 269-277.

Post, D. M., M. L. Pace y N. G. Hairston. 2000. Ecosystem size determines food-chain length in lakes. *Nature,* 405**:** 1047-1049.

Price, P. W. 1975. *Insect ecology.* Wiley-Interscience, Nueva York.

Rzedowski, G. C. y J. Rzedowski. 2001. *Flora fanerogámica del Valle de México.* Instituto de Ecología, Pátzcuaro.

Rzedowski, J. 1981. *Vegetación de México.* Editorial Limusa, México.

Sabelis, M. W. 1992. Predatory arthropods. (pp. 225-264) En: Crawley, M. J. (Ed.) *Natural enemies: the population biology of predators, parasites and diseases.* Blackwell Scientific, Oxford.

Schoenly, K., R. A. Beaver y T. A. Heumier. 1991. On the trophic relations of insects: A food-web approach. *The American Naturalist,* 137**:** 597-638.

Shultz, B. J., J. R. Lensing y D. H. Wise. 2006. Effects of altered precipitation and wolf spiders on the density and activity of forest-floor Collembola. *Pedobiologia,* 50**:** 43-50.

Siebe, C. 2000. Age and archaeological implications of Xitle volcano, southwestern basin of Mexico-City. *Journal of Volcanology and Geothermal Research,* 104**:** 45-64.

Smith, R. 1990. *Ecology and field biology.* Harper Collins, Nueva York.

Valverde, T., Z. Cano-Santana, J. A. Meave y J. Carabias. 2005. *Ecología y medio ambiente.* Pearson Educación, México.

Walter, D. E. 1987. Trophic behavior of “mycophagous” microarthropods. *Ecology,* 68**:** 226-229.

Warren, P. H. 1994. Making connections in food webs. *Trends in Ecology and Evolution,* 9**:** 136-141.

Zar, J. H. 2010. *Biostatistical Analysis.* Prentice Hall, Upper Saddle River.

Recibido:
Aceptado:

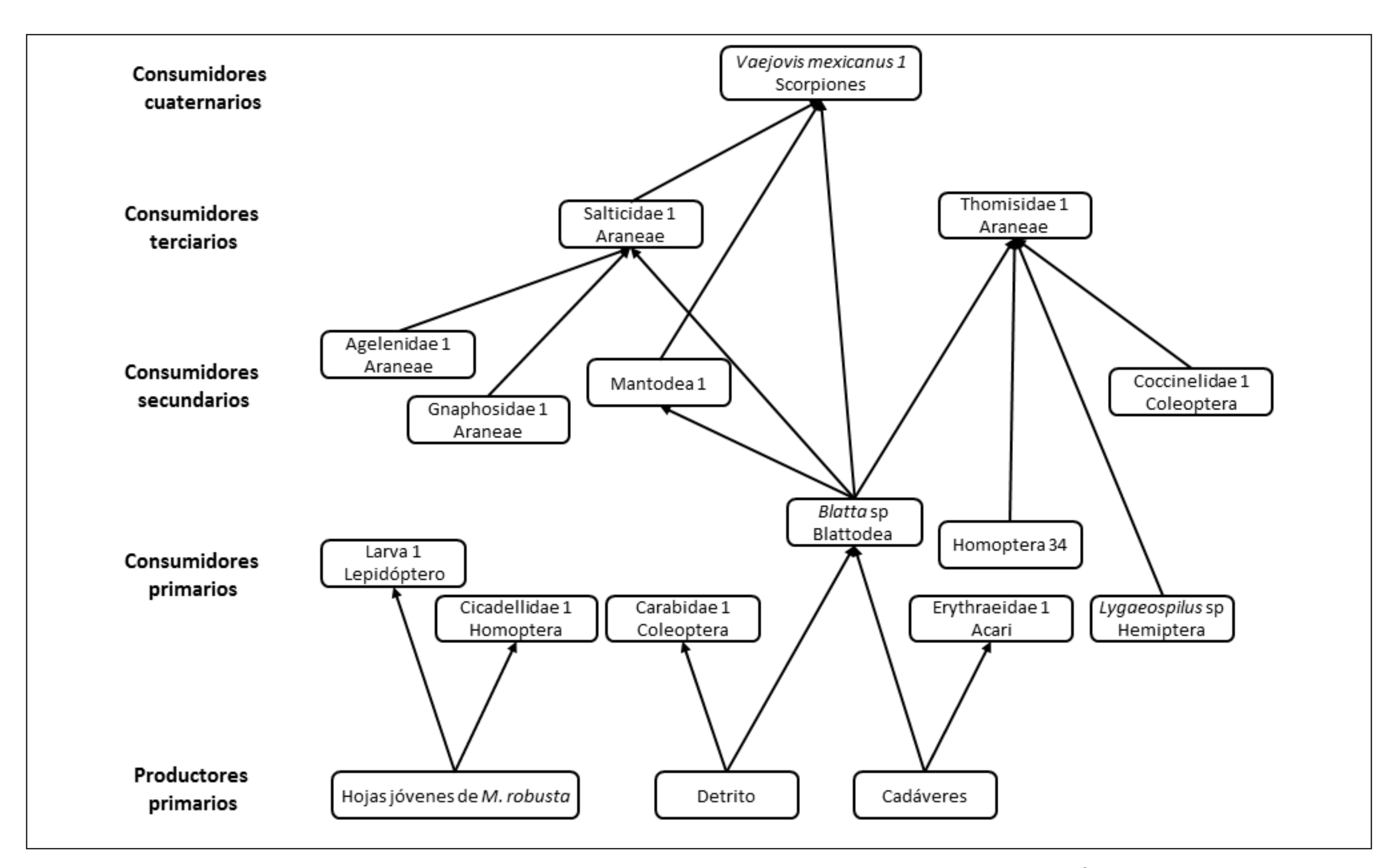


Figura 1. Red trófica de los artrópodos a asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en la época de sequía de 2007. Cada línea representa una interacción trófica, a la izquierda se muestra el nivel trófico que corresponde a cada morfoespecie.

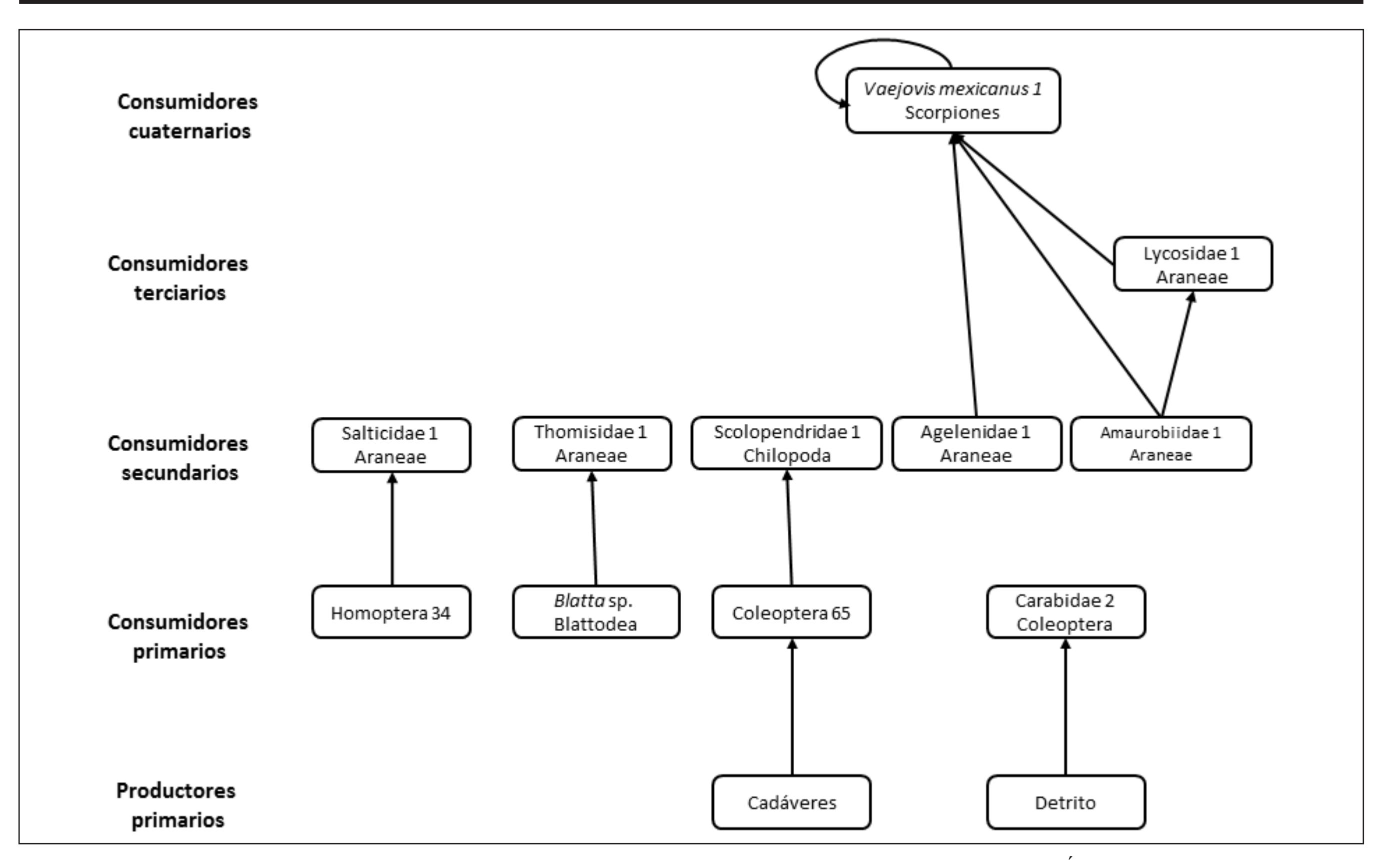


Figura 2. Red trófica de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel en la época de lluvias de 2007. Cada línea representa una interacción trófica, a la izquierda se muestra el nivel trófico que corresponde a cada morfoespecie.

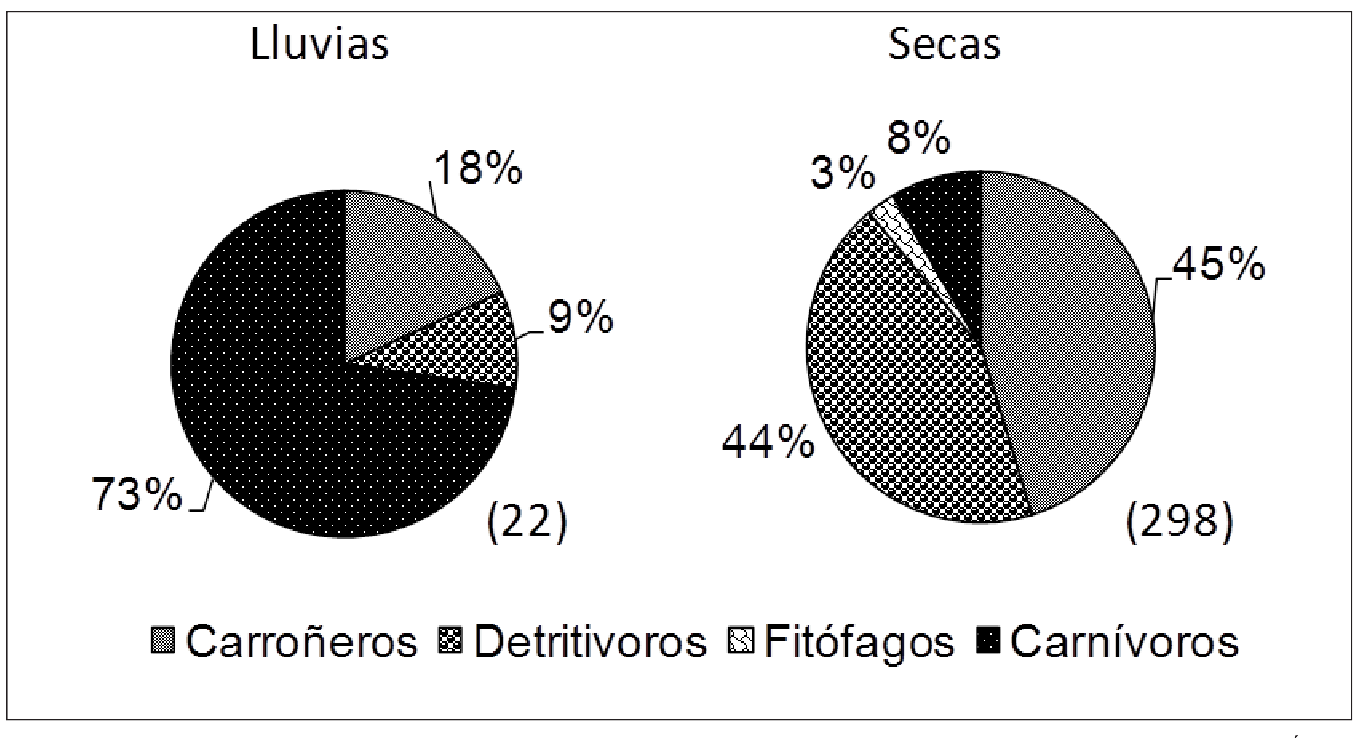


Figura 3. Abundancia relativa de los gremios de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. en dos temporadas contrastantes (lluvias y secas) de 2007. El número total de organismos colectados se señala entre paréntesis.

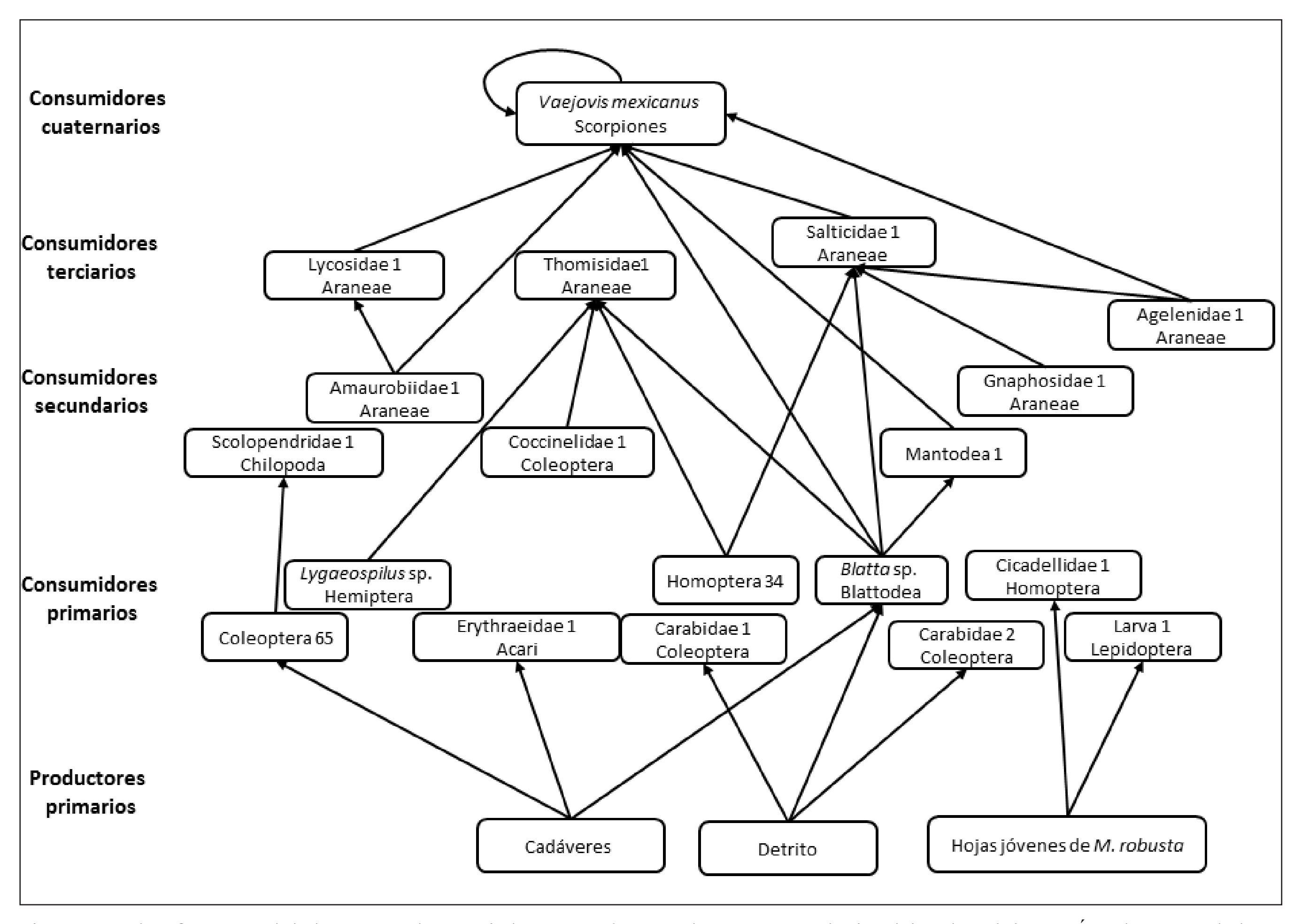


Figura 4. Red trófica general de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. Cada línea representa una interacción trófica, a la izquierda se muestra el nivel trófico que corresponde a cada morfoespecie (Tomada de López-Gómez *et al.*, 2009).

Cuadro 1. Estructura trófica de las redes alimentarias de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. en dos estaciones contrastantes (lluvias y secas) de 2007. *S* es la riqueza de morfoespecies, *L* es el número de interacciones tróficas registradas y *C* es la conectancia.

Estación	***S***	***L***	***C***	**Longitud de la cadena trófica**		
				Máxima	**Mínima**	**Promedio**
Secas	17	17	0.117	3	1	2
Lluvias	13	10	0.118	2	1	1.5

Cuadro 2. Atributos de la comunidad (± error estándar) de los artrópodos asociados a *M. robusta* en la Reserva Ecológica del Pedregal de San Ángel, D.F. (México), en dos estaciones contrastantes (lluvias y secas). Letras diferentes denotan diferencias significativas entre temporadas con $P < 0.05$.

Atributo	**Estación**	
	Secas (*n* = 27)	**Lluvias** (*n* = 7)
No. especies/ planta	6.6 ± 0.7[b]	14.9 ± 1.9[a]
No. individuos/ planta	15.3 ± 2.5[b]	51.7 ± 10.9[a]
H´	1.5 ± 0.12[b]	2.1 ± 0.05[a]